

УДК 582.26

**МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ТИПЫ ОРГАНИЗАЦИИ ПИРЕНОИДОВ
У ЗЕЛЕННЫХ МОНАД****О.Н. Болдина**

Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН, Санкт-Петербург

*В статье обсуждается роль пиреноида у зелёных монадных водорослей. У видов *Chlamydomonas* к настоящему времени выявлено 6 типов пиреноидов, различающихся между собой строением крахмальной обкладки, числом и характером расположения тилакоидов в строении пиреноида. Дан анализ распределения типов пиреноидов в группах *Chlamydomonas* и на кладограммах, предлагаемых разными авторами. Высказывается предложение рассматривать пиреноид как пример модульной организации. Ставится вопрос о гомологии пиреноидов у зелёных водорослей.*

Пиреноид – крупная структура в составе хлоропластов водорослей, имеющая высокую степень преломления световых лучей в оптическом микроскопе, как правило, окруженная обкладкой из полисахаридных метаболитов. Помимо водорослей пиреноиды обнаружены и у некоторых высших растений – у антоцеротовых мхов и цикадовых растений.

Физиологическая роль пиреноида дискутируется с 70-х гг. XX в. и до сегодняшнего дня не совсем ясна. Значительную его часть составляет фермент РДФ-карбоксилаза, являющийся ключевым ферментом в фотосинтетических реакциях растений [1, 21]. Однако многие виды водорослей, не имеющие пиреноида, прекрасно вегетируют и осуществляют процессы фотосинтеза с той же эффективностью, что и содержащие пиреноид [16]. Обнаруженные в пиреноиде следы нуклеиновых кислот позволяют осуществлять в некоторых случаях самостоятельное деление, совмещенное по времени с делением хлоропластов водорослей. В других случаях пиреноиды не делятся, а просто исчезают в процессе деления и заново появляются в хлоропластах у вновь образованных клеток [5].

Наблюдения за пиреноидами позволили выявить различия в их строении еще в начале прошедшего века. Были предложены их классификации [3, 9, 18]. Впоследствии помимо классификаций [5] указывались их отличительные особенности [6].

Существенный прогресс в изучении морфологии пиреноидов был связан с появлением методов просвечивающей электронной микроскопии. С того момента у разных таксонов водорослей были описаны пиреноиды, различающиеся тонким строением его компонент [4, 8, 11, 12, 13, 14, 15 и др.].

Наибольшее разнообразие в ультраструктуре пиреноида было выявлено у зеленых монадных водорослей, относимых к роду *Chlamydomonas* [2].

Хламидомонады – это большая группа организмов, насчитывающая, согласно классическим представлениям [7], более 500 видов. Для удобства классификации род был разбит на подроды и секции [10, 18], а впоследствии – только на группы [5, 7]. В основу таксономии хламидомонад положены взаимосвязанные признаки «форма хлоропласта» и «расположение и число пиреноидов в хлоропласте» (рис. 1).

К настоящему моменту у *Chlamydomonas* выделено 6 типов пиреноидов. Типы различаются особенностями строения крахмальной обкладки (сплошная или фрагментированная – из крупных пластинок или из мелких зерен крахмала), числом

тилакоидов в пачке (1, 2, 3 или более) и характером их распределения в строме пиреноида.

Распределение типов по группам хламидомонад представлено на рис. 1. Таким образом, таксономические группы *Chlamydomonas* неоднородны. Но во многих из них выявляются доминирующие типы.

Так, у наиболее характерной и многочисленной группы рода – группы *Euchlamydomonas* – превалирует **IV** тип пиреноида (*C. angulosa*, *C. augusta*, *C. bullosa*, *C. debaryana*, *C. gelatinosa*, *C. nivalis*, *C. parallelistriata*, *C. reinhardtii*, *C. regina*, *C. spaeroides*). При этом установлено наличие единого типа пиреноида у штаммов, относимых к одному виду (*C. reinhardtii* – 6 штаммов и *C. debaryana* – 7 штаммов).

III тип пиреноида наиболее характерен для видов группы *Chlamydella* (*C. elliptica* var. *britannica*, *C. moewusii*, *C. monadina*) и *Amphichloris* (*C. pseudopertusa*, *C. desmidii*). Только у двух видов группы *Chlamydella* (*C. noctigama* и *C. planoconvexa*) обнаружен **V** тип.

В группе *Chlorogoniella* отмечено наибольшее разнообразие типов пиреноидов. Так, большинство изученных видов (*C. asymmetrica*, *C. baca*, *C. badensis*, *C. minutissima*, *C. proteus*, *C. oblonga*) содержит пиреноид **IV** типа; 2 вида (*C. applanata*, *C. gloephila* var. *irregularis*) – **I** тип, а *C. chlorococcoides* (2 штамма) – **VI** тип.

В группах с малым числом видов: *Agloe* (*C. mutabilis*), *Pseudagloe* (*C. agloeformis*) и *Pleiochloris* (*C. carrizoensis*) – выявлен пиреноид **II** типа.

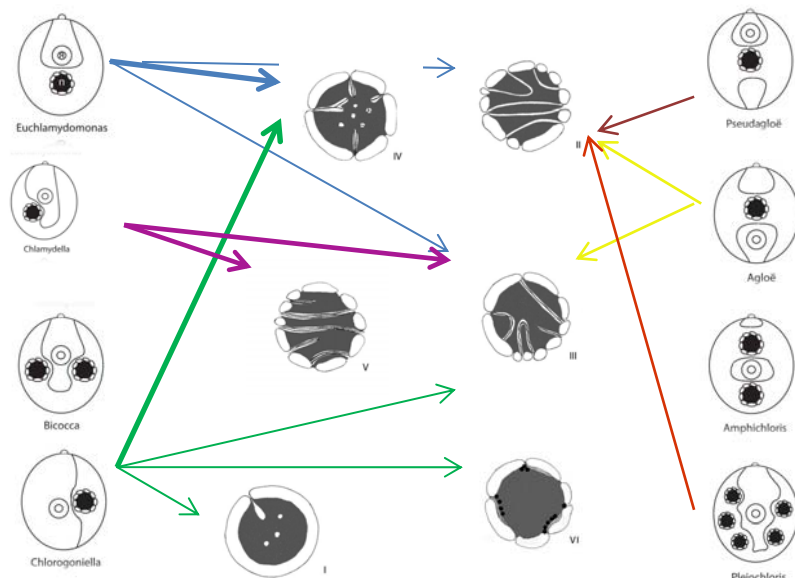


Рис. 1. Распределение типов пиреноидов (I – VI) в группах *Chlamydomonas*. Жирными стрелками указаны наиболее характерные для группы типы пиреноидов

С развитием методом молекулярной биологии и появлением многочисленных деревьев, содержащих различные виды зеленых водорослей, нам представилась возможность оценить расположение типов пиреноидов на этих деревьях [17; 19; 20].

Сопоставление таких данных для одних и тех же штаммов зеленых монад выявило корреляцию типов пиреноидов с кладами, полученными разными исследователями. При этом в одной и той же кладе нередко объединялись водоросли с различным таксономическим положением, но имеющие один и тот же тип пиреноида.

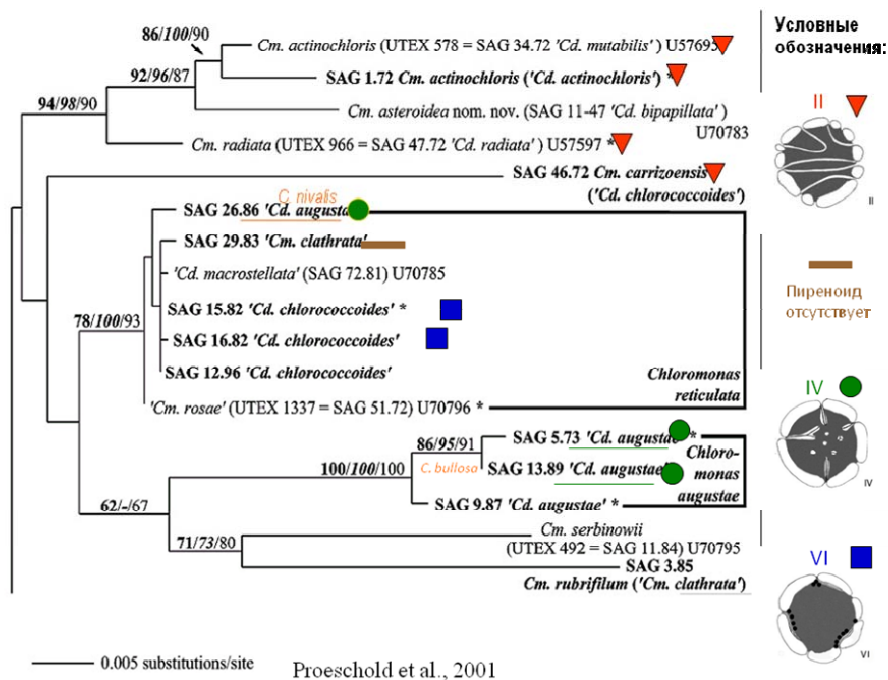


Рис. 2. Пример сопоставления типов пиреноидов и данных молекулярно-филогенетического анализа у представителей рода *Chlamydomonas* (*Cm*)

По мере накопления собственного и литературного материала гипотеза о прогностическом характере анализируемых деревьев (касательно отдельных их ветвей) все больше подтверждается (рис. 2).

В то же время разные клады могут содержать водоросли с одинаковым типом пиреноида. Следовательно, тип пиреноида у зеленых водорослей может быть рассмотрен и как пример их модульной организации.

Дальнейший анализ распределения типов пиреноидов поможет установить или отвергнуть их гомологию у разных групп Chlorophyta.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Владимирова М.Г., Маркелова А.Г., Семененко В.Е. Выявление локализации рибулозобисфосфаткарбоксилазы в пиреноидах одноклеточных водорослей цитоиммунофлуоресцентным методом // Физиология растений. 1982. Т. 29. С. 941 – 950.
2. Константинова И.А., Болдина О.Н. Сравнительный анализ ультраструктуры пиреноидов зеленых монадных и коккоидных водорослей // Физиология растений. 2000. Т. 47, № 5. С. 655 – 659.
3. Chaedefaud M. Les pyrenoides des algues et l'existence chez ces vegetaux d'un appareil cinetique intra-plastidal // Ann. Sci. Nat. Bot. 1941. Ser. 2. T. 11. P. 1 – 44.
4. Dodge J.D. The fine structure of algal cells. London; New York, 1973.
5. Ettl H. Die gattung *Chlamydomonas* Ehrenberg // Beih. Nova Hedwigia. 1976. Bd. 49. S. 1122
6. Ettl H. Grundriss der Allgemeinen Algologie. Stuttgart, 1980.

7. Ettl H. Süßwasserflora von Mitteleuropa 9. Chlorophyta 1 (Phytomonadina). Jena, 1983.
8. Friedl T. Systematik und Biologie von *Trebouxia* (Microthamniales, Chlorophyta) als Phycobiont der Parmeliaceae (lichenisierte Ascomyceten). Inaugural – Dissertation zur Erlangung des Doktorades der Fakultät Biologie, Chemie und Geowissenschaften der Universität Bayreuth. München, 1989.
9. Geitler L. Zur Morphologie und Entwicklungsgeschichte der Pyrenoide // Archiv fuer Protistenk. 1926. Bd. 56, H. 1. S. 128 – 144.
10. Gerloff G. Beitrage zur Kenntnis der Variabilität und Systematik der Gattung *Chlamydomonas* // Archiv fuer Protistenk. 1940. Bd. 94, H. 3. S. 311 – 502.
11. Griffith D.J. The Pyrenoid and its Role in Algal Metabolism // Sci. Progr. 1980. V. 66. P. 537 – 553.
12. Gibbs S.P. The Ultrastructure of the Pyrenoids of Green Algae // J. Ultrastr. Res. 1962. V. 7. P. 262 – 272.
13. Hori T., Ueda R. Electron microscope studies on the fine structure of plastids in siphonous green algae with special reference to their phylogenetic relationships // Sci. Rep. Tokyo Kyoiku Daisaku, Sec B. 1967. V. 12. P. 225 – 244.
14. Lokhorst G.M. The concept of the genus *Ulothrix* (Chlorophyta) strengthened by comparative cytology // BioSystems. 1985. V. 18, № 3 – 4. P. 357 – 368.
15. Miyaji K. A new type of pyrenoids in the genus *Rhizoclonium* (Cladophorales, Chlorophyta) // Phycologia. 1999. V. 38, № 4. P. 267 – 276.
16. Morita E., Abe T., Tsuzuki M. Presence of the CO₂-Concentrating Mechanism in Some Species of the Pyrenoid-Less Free-Living Algal Genus *Chloromonas* (Volvocales, Chlorophyta) // Arch. Microbiol. 1998. V. 204. P. 269 – 276
17. Nozaki H., Onishi K., Morita E. Differences in pyrenoid morphology are correlated with differences in the *rbcL* genes of members of the *Chloromonas* lineage (Volvocales, Chlorophyceae) // J.Mol.Evol. 2002. V. 55, № 4. P. 414 – 430.
18. Pascher A. Die Süßwasser-Flora Deutschlands, Oesterreichs und der Schweiz. Volvocales. Jena, 1927.
19. Pocock T., Lachance M.-A., Pröschold T., Prisco J. C., Kim S. S., Huner N. P. A. Identification of a psychrophilic green algae from lake Bonney Antarctica: *Chlamydomonas raudensis* Ettl. (UWO 241) Chlorophyceae // J. Phycol. 2004. V. 40. № 6. P. 1138 – 1148.
20. Pröschold T., Marin B., Schlösser U. G., Melkonian M. Molecular phylogeny and taxonomic revision of *Chlamydomonas* (Chlorophyta). I. Emendation of *Chlamydomonas* Ehrenberg and *Chloromonas* Gobi and description of *Oogamochlamys* gen. nov. and *Lobochlamys* gen. nov. // Protist. 2001. V. 152. P. 265 – 300.
21. Rawat M., Henk M.C., Lavigne L.L., Moroney J.V. *Chlamydomonas reinhardtii* Mutants without Ribulose-1,5-Bisphosphate Carboxylase-Oxygenase Lack a Detectable Pyrenoid // Planta. 1996. V. 198. P. 263 – 270.

MORPHOLOGICAL TYPES OF PYRENOID ORGANIZATION IN GREEN MONADS

O.N. Boldina

Komarov Botanical Institute of Russian Academy of Sciences, Saint-Petersburg

The pyrenoid is a dense structure in algal chloroplasts usually surrounded by polysaccharide envelope. Its body consists mainly of Rubisco protein, playing key role in plant photosynthesis. The pyrenoid function remains obscure, since some algae without pyrenoid possess high metabolic activity of Rubisco. The pyrenoid behaviour during cell

cycle (division, disappearance or appearance *de novo*) could be attributed to the traces of nuclear acids.

From the beginning of 20th century the distinctions in pyrenoid structure have been revealed and some classifications were proposed. With the appearing of TEM the distinctions in the fine structure of pyrenoid components of different algal taxons have been described. The greatest variability in pyrenoid structure has been revealed in the genus *Chlamydomonas*. Actually the 6 pyrenoid types, varying in several traits (starch envelope; thylakoid number in a pack; character of the thylakoid distribution in stroma body) have been revealed. The analysis of pyrenoid distribution in *Chlamydomonas* taxonomic groups showed its irregularity. Nevertheless, existence of dominating pyrenoid types in some of the groups have been demonstrated. The type IV dominate in *Euchlamydomonas* and *Chlorogoniella* species, type **III** – in *Chlamydeila* and *Amphichloris*. The types **I**, and **VI** were determined only in *Chlorogoniella* species; **V** – in *Chlamydeila* species and type **II** – in single species of *Agloe*, *Pseudagloe* u *Pleiochloris*. The arrangement of pyrenoid types in cladograms for same strains of green monads has revealed correlation of pyrenoid types with the clades on the phylogenetic trees given by different researchers. In the trees algae having different taxonomic position, but the same pyrenoid type, quite often unite in one branch. On the othe hand, different branches (and clades) can contain algae with identical pyrenoid type. Therefore, the type of pyrenoid in green algae can be considered as an example of their modular organisation. Further analysis of distribution of pyrenoid types is needed to resolve the question of their homology at different groups Chlorophyta.